



刘建全, 兰州大学生态学院教授, 院长。1987 年 9 月至 1991 年 7 月就读于四川大学, 获植物学专业学士学位; 1996 年 9 月至 1999 年 8 月就读于中国科学院研究生院(植物研究所), 获植物学专业博士学位。曾在中国科学院西北高原生物研究所、四川大学等工作。长期从事进化生态学研究, 先后获得国家自然科学基金杰出青年基金、教育部重要人才计划、国家级重要人才计划、国家自然科学基金重点项目等资助, 并荣获全国百篇优秀博士论文奖、中国青年科技奖、国家自然科学基金二等奖、教育部十大科技进展、教育部自然科学一等奖等奖励, 为国际分子生态学奖、国际生物地理学会会士评审委员会等重要学术组织成员, 以通信联系人身份(含并列)在 Cell(2 篇)、Science、Nature Ecology and Evolution、Nature Genetics、Nature Plants、PNAS、Nature Communications、Science Advance 等发表论文 200 余篇, 被引 2.5 万余次, 长期为高被引作者。

同倍杂交物种形成的分子遗传学机制

刘建全^{1,2}, 陈美伶¹, 冯兰迪¹, 孙朋川¹

(1. 四川大学生命科学学院, 生物资源与生态环境教育部重点实验室 成都 610065;

2. 兰州大学生态学院, 草种创新与草地农业生态系统全国实验室 兰州 730000)

摘要: 同倍杂交物种形成(homoploid hybrid speciation, HHS)是指在不改变倍性的前提下, 杂交后代通过迭代演化、形成新物种的途径。近年来研究表明, HHS 分子遗传学机制类似于种内杂交的孟德尔遗传定律: 两个亲本物种分别携带与生殖隔离表型相关的高分化非等位基因(如 AABBCDD $\times$ aabbccdd), 杂交产生的 F₁ 代呈现多位点杂合状态; F₁ 代互交或自交形成 F₂ 代, 进而形成不同的单位点纯合基因型与非等位基因的大量自由组合; 由于受到生殖隔离选择的影响, 这一过程并不符合孟德尔定律预期的基因和表型分离和组合比例, 但展现出更丰富的非等位基因自由组合和新表型, 成为被自然选择和物种起源的丰富源泉。交替继承双亲高分化非等位基因的个体(如 AAbbCCdd)可获得区别于双亲的新表型组合或新性状, 从而与两个亲本建立生殖隔离, 成为新物种独立演化的遗传起点, 并在后续的 F₃ 至 F_n 代中继续迭代。然而, 在自然界或常规人工远缘杂交中, 由于杂交个体数量远少于亲本, 加之初期生殖隔离导致结实率低下, 杂交后代极易发生向亲本的反复回交, 从而阻断了谱系内的迭代演化。这也是该迭代过程在自然界中难以维系或在育种中常被忽略的原因。因此, 只有通过杂交同代之间的持续迭代演化, 逐步克服亲本间的生殖隔离并恢复育性, 同时建立起合子前和合子后的双重隔离机制并形成稳定的种群规模, 杂交后代才能最终演化为独立物种。这种“高分化非等位基因交替继承”的分子遗传机制, 在虎榛子属(*Ostryopsis*)、千金榆属(*Distegocarpus*)、茄属(*Solanum*)、杜鹃花属(*Rhododendron*), 以及金丝猴属(*Rhinopithecus*)、羊驼属(*Vicugna*)等自然演化或人类驯化介导的 HHS 案例中均得到了证实, 展现出跨类群和跨时间尺度的普适性。这些被交替继承并最终固定的高分化基因, 正是启动杂交物种起源的成种基因(Speciation genes)。未来该领域研究需要: (1) 阐明杂交个体迭代演化过程中的基因组动态变化; (2) 解析不同位点的高分化基因交替继承后, 通过基因网络相互调控产生新性状的分子通路和 (3) 探索利用种间或亚种间远缘杂交迭代产生新表型的分子育种应用路径。

收稿日期: 2026-07-06 修回日期: 2026-07-31 接受日期: 2026-08-02

基金项目: 国家自然科学基金(32500194)

作者简介: 刘建全(1969—)男, 四川井研人, 教授, 研究方向为进化生态学. E-mail: Liu jq@nwpb. ac. cn

关键词: 同倍杂交物种形成; 交替继承; 迭代演化; 成种基因; 孟德尔自由组合

中图分类号: Q943;S334

文献标志码: A

DOI: 10.19907/j.0490-6756.260217

Molecular genetic mechanism of homoploid hybrid speciation

LIU Jianquan^{1,2}, CHEN Meiling¹, FENG Landi¹, SUN Pengchuan¹

(1. Key Laboratory of Bio-Resource and Eco-Environment of Ministry of Education, College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610065, China; 2. Key Laboratory of Herbal Innovation and Grassland Agro-ecosystem, College of Ecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract: Homoploid hybrid speciation (HHS) is a pathway in which hybrid descendants form a new species through iterative evolution without a change in ploidy. Recent studies have shown that the molecular genetic mechanism of HHS resembles Mendelian inheritance in intraspecific hybrids. Two parental species carry highly differentiated non-allelic genes related to reproductive isolation phenotypes (e. g. , AABBCDD × aabbccdd), and a multilocus heterozygous F₁ generation is produced by hybridization. Intercrossing or selfing of F₁ individuals produces an F₂ generation with homozygous genotypes at individual loci and many free combinations of non-allelic genes. Under selection for reproductive isolation, the expected Mendelian segregation and combination ratios of genes and phenotypes are not observed. Instead, more combinations of non-allelic genes and new phenotypes are generated, providing variants on which natural selection can act and from which species can arise. Individuals that alternately inherit highly differentiated non-allelic genes from both parents (e. g. , AAbbCCdd) can acquire phenotypic combinations or traits that differ from those of both parents. Reproductive isolation from both parents can then be established, providing a genetic starting point for independent evolution as a new species, with further iteration from F₃ to F_n. However, in nature and conventional artificial distant hybridization, hybrid populations are much smaller than parental populations, and seed set is low because of initial reproductive isolation. Hybrid descendants are therefore likely to backcross repeatedly with the parents, interrupting iterative evolution within the lineage. This may explain why the process is difficult to maintain in nature and is often overlooked in breeding. For hybrid descendants to evolve into an independent species, continuous iterative evolution among hybrids of the same generation is required. Reproductive isolation between the parents must gradually be overcome and fertility restored, while both prezygotic and postzygotic isolation from the parents must be established and a stable population size must be reached. This molecular genetic mechanism, termed "alternate inheritance of highly differentiated non-allelic genes," has been supported in HHS cases involving natural evolution or human domestication in *Ostryopsis*, *Distegocarpus*, *Solanum*, *Rhododendron*, *Rhinopithecus* and *Vicugna*, indicating that it occurs across taxa and timescales. The alternately inherited and ultimately fixed highly differentiated genes are speciation genes because they initiate the origin of a hybrid species. Three areas should be addressed in future research: (1) genomic dynamics during iterative evolution of hybrids should be determined; (2) the molecular pathways through which alternately inherited, highly differentiated genes at different loci interact in gene regulatory networks to generate new traits should be identified; and (3) molecular breeding approaches that use iterative distant hybridization between species or subspecies to generate new phenotypes should be examined.

Keywords: homoploid hybrid speciation; alternate inheritance; iterative evolution; speciation gene identification; Mendelian independent assortment

种间杂交在自然界中普遍存在^[1]。近年来基因组学技术的发展进一步揭示,在许多此前未报道的类群中也存在大量古老或近期的杂交事件^[2-3]。杂交物种形成(hybrid speciation)是指两个分化谱系通过种间杂交产生新的独立谱系,并与亲本种建立生殖隔离的过程^[1,4]。根据基因组倍性是否发生改变,杂交物种形成包括异源多倍体杂交物种形成(allopolyploid hybrid speciation)^[5]和同倍杂交物种形成(homoploid hybrid speciation, HHS)^[6]两类。前者通过杂交并发生多倍化形成与亲本存在生殖隔离的新谱系(但并非完全隔离,因为F₁代仍可产生1/4与亲本染色体数目相同的配子,从而发生基因流),在植物中十分常见^[7];后者则在不改变倍性的情况下,通过杂交后代与亲本建立生殖隔离而形成新物种^[8]。以往工作认为HHS较为罕见,但近年来的基因组研究表明,其实际发生频率远高于以往认识^[9-10]。

HHS在多个层面影响演化进程^[11-12]。通过基因组重组,HHS可创造超越双亲生态位的新性状组合^[12]。古老HHS事件所引发的基因组重塑,在随后的气候变化和生境更替背景下,可能推动物种的快速辐射分化,尤其是在HHS产生新性状并占据新生态位时^[13]。同一类群也可通过多次HHS持续产生新物种^[14]。除报道HHS案例或此事件对物种多样化的影响外,HHS研究已从“是否发生杂交”推进至“哪些基因驱动生殖隔离建立与物种形成”的因果解析阶段^[15],建立了从杂交基因组结构解析到HHS关键成种基因识别的完整方法体系^[16],并已在虎榛子属 *Ostryopsis*^[16]、杜鹃花属 *Rhododendron*^[15]、金丝猴属 *Rhinopithecus*^[17]及茄属 *Solanum* 土豆组 sect. *Petota*^[13]等系统中得到了普遍性验证。同倍杂交物种形成的分子遗传学基础在于:亲本谱系间的高分化非等位基因通过杂交组合,在子代中被交替继承并固定,从而形成新的生殖隔离性状新组合或新性状^[16]。这一过程包含两个相互依存的阶段:多位点非等位基因的交替继承(alternate inheritance)产生新组合,以及迭代演化(iterative evolution);共同将这些组合固定,进而形成独立物种^[10]。

必须指出的是,物种间生殖隔离的强度是一个连续变量,而非“有”或“无”的绝对界限^[18]。大多数近缘物种对之间并不存在完全的合子后生殖隔离,仍可产生少量杂交后代。因此,物种更应被

视为相对独立演化的谱系,而非完全封闭的繁殖单元^[10]。不完全的生殖隔离导致近缘物种之间杂交产生后代:它们与亲本反复回交导致遗传渗入,而迭代演化则导致HHS事件。本文围绕HHS的三个递进问题展开:HHS的分子遗传学机制,特别是高分化基因组区域的亲本来源交替继承与迭代演化机制;HHS成种过程中迭代演化的限制因素;以及HHS未来的研究方向和可能的应用前景。

1 高分化基因的交替继承与迭代演化

1.1 高分化基因的交替继承(alternate inheritance)

HHS所涉及的高分化基因在起源和功能上具有明显异质性,这一特征对于鉴定HHS成种基因具有重要的实际意义。合子前生殖隔离基因(如控制花期、生态适应和配偶识别的基因)往往直接参与亲本物种或谱系的初始分化过程,因此其等位变异已在亲本中经历过自然选择或性选择的筛选^[10]。这些经选择保留的高分化等位基因一旦通过种间杂交进入后代基因组,其非等位基因的重新组合更可能继续受到自然选择作用。相较于随机产生的新突变,已被选择检验过的高分化等位基因组合更可能具有适应性优势,并继续受到自然选择。与此相对,合子后贝特森-多布然斯基-穆勒(Bateson-Dobzhansky-Muller, BDM)不兼容非等位基因反映的是两个独立演化谱系之间积累的负向上位效应^[12]。杂交后代基因组各位点的筛选过程中,这类非等位基因通常成为负选择的主要靶标:具有此类组合的杂交后代死亡或不结实等,不留下后代,从而导致存活留下后代的个体往往偏向某一亲本非等位基因的纯合固定^[10]。因此,合子前隔离高分化基因主要决定新谱系可能获得何种适应性组合,而合子后BDM不兼容基因则决定哪些遗传组合无法保留,两者共同塑造杂交谱系最终的遗传组成。

上述合子前和合子后生殖隔离基因的区分提示,HHS成种基因的鉴定应重点聚焦于那些参与合子前生殖隔离并在杂交后代中发生交替固定的高分化基因,而非对全部分化位点进行无差别扫描。HHS又被称为重组型物种形成(recombinational speciation)^[19]。两个近缘物种杂交产生的F₂代中,来自双亲控制合子前生殖隔离性状主效的非等位基因,可按照类似‘种内孟德尔非等位基因自由组合定律’方式进行^[16];由于生殖隔离,但不

会出现孟德尔定律中基因(及其表型)组合的群体统计比例。特别是,种间分化的非等位基因比例远高于种内,各独立位点(包括不同染色体或同一染色体非连锁区域)的非等位基因,会导致更多的新组合和新表型,供自然选择和迭代演化,因为导致物种形成的达尔文自然选择主要是针对表型变异个体。如,假设亲本 A 的早花期使其与亲本 B 形成物候隔离,而亲本 B 的耐旱性使其与亲本 A 形成环境适应性的生态隔离;这两个性状均是合子前生殖隔离主效基因。若杂交后代能够同时固定这两个性状的高分化非等位基因,则其在物候上与 B 隔离,在生态上与 A 隔离,从而与两个亲本同时建立生殖隔离。模型模拟表明,实现这种与两个亲本同时隔离的最少基因数可能低至两个^[16](图 1)。

虎榛子属的研究为 HHS 提供了迄今最完整的因果证据链^[16]。居中虎榛子 *Ostryopsis intermedia* 约 180 万年前起源于虎榛子 *O. davidiana* 与滇虎榛子 *O. nobilis* 的杂交。群体基因组数据揭示,两个亲本物种的高分化等位基因在杂交物种居中虎榛子中呈现显著的交替保留模式:虎榛子的早花主效基因(如 *LHY*)与滇虎榛子的铁耐受主效基因(如 *FRO4*)在居中虎榛子中发生交替保留与固定。同质园实验进一步验证了这一遗传组合所带来的生殖隔离后果:居中虎榛子在开花物候上与滇虎榛子隔离,在土壤适应和存活率上与虎榛子隔离。基于此,该研究提出了 HHS 过程中“亲本物种高分化非等位基因被杂交物种交替继承的分子遗传机制”,并通过等位基因的差异功能验证和同质园种植的表型进行了相互印证。HHS 的多位点等位基因各种组合中,只有这种交替继承高分化非等位基因的个体,才会与两个亲本形成生殖隔离和迭代演化(也就是自然选择),最后形成独立物种。

1.2 杂交后代迭代演化为稳定物种

两个物种杂交产生的 F_1 代杂交个体,由于亲本物种数量通常远高于杂交后代,在自然条件下往往被迫回交,因此难以产生具有丰富非等位基因型组合的 F_2 群体。而仅有 F_2 代的类似‘组合’并不足以完成 HHS。如果‘组合’个体未能经历后续交配迭代,其独特的基因组组成还会因反复回交而被亲本基因流逐步稀释甚至完全替代。因此,杂交物种形成依赖于一个长期被忽视但至关重要

的环节——迭代演化(iterative evolution)。在 F_2 代中,具有相似非等位基因组合的个体之间若能进行交配或自交迭代,则在 F_3 、 F_4 等后续世代中可逐步恢复有性生殖育性,并淘汰不亲和的合子后不兼容高分化非等位基因组合(即清除“杂交衰败”),最终形成稳定可育的新谱系。从遗传纯化的逻辑看,这一过程类似于种间/亚种杂交重组自交系(RIL)的构建:每一代通过相似基因组组成杂交后代的自交或相互交配、逐步淘汰携带不兼容非等位基因组合胚胎,直至育性恢复。然而,自然界中的迭代演化与人工 RIL 构建存在本质差异。RIL 依赖人工强制自交,而自然杂交后代依赖随机交配。此外,自然界中除自然选择外,遗传漂变在小群体中亦发挥重要作用。只有那些既具有适应优势又能恢复育性的非等位基因组合的杂交个体,才能最终存续。在自然条件下,迭代演化的主要障碍在于亲本个体群数量远超杂交后代(见第 2 部分的迭代限制)。此外,这种迭代也可发生在回交一代 BC1,甚至 BC2 等更多回交后代的进化演化。

一旦迭代成功启动,HHS 的发生速度可能远超传统的二歧分化模式。牛津千里光 *Senecio squalidus* 提供了近实时的演化案例。亲本物种埃特纳千里光 *S. aethnensis* 为多年生、自交不亲和、结实少,而另一亲本物种菊叶千里光 *S. chrysanthemifolius* 则为两年生、自交亲和、结实量多;两个物种在意大利西西里岛分别分布在高、低海拔,而在接触区存在杂交带。18 世纪初,杂交带的个体被引入英国牛津校园,仅不到一个世纪(约 1794 年)后便克服杂交衰败、恢复高度结实性,形成独立的二倍体杂交物种,并结合了两个亲本各自多年生、结实率高等性状,产生大量的多年生个体;随后借助铁路与人畜传播成为英国广泛分布的恶性杂草^[8,20]。这一案例表明,在适宜条件下,迭代演化可在数十年至数百年尺度内完成从杂交个体到独立物种的转变,显著快于依赖突变积累的传统物种形成模式。但并非所有 HHS 均如此迅速。对于开花结实周期较长或亲本有效群体规模较大的类群,迭代过程可能需要更长时间^[21]。

1.3 交替继承机制的跨类群、跨时间普适性

虎榛子属提供了交替继承机制的首个完整实证,而千金榆属 *Distegocarpus*(待发表)则进一步将这一机制的适用范围由种间尺度扩展至属间尺

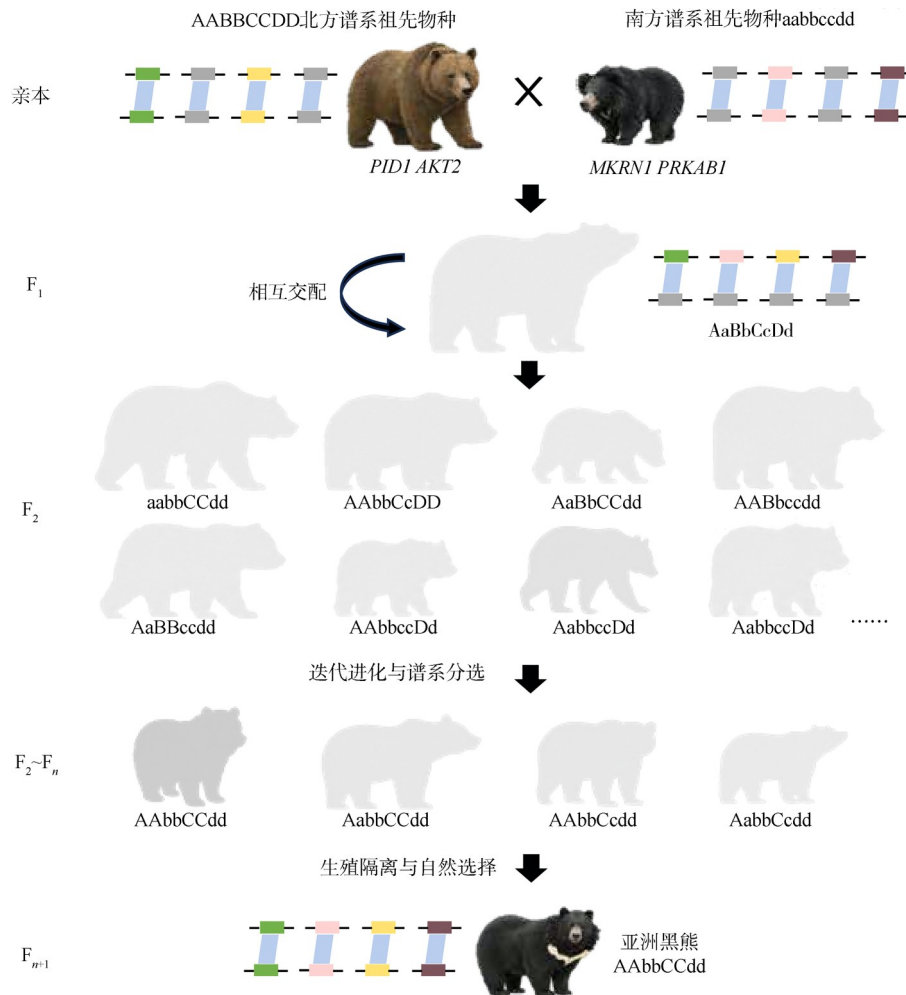


图 1 同倍杂交物种形成的分子遗传机制示意图

两个亲本物种(AABBCCDD×aabbccdd)经杂交产生全杂合 F_1 代; F_1 代迭代产生 F_2 代,具有类似种内“孟德尔遗传定律”非等位基因的分离和自由组合(但不会出现预期等位基因或表型分离比例);其中交替继承双亲高分化非等位基因的部分个体(如AAbbCCdd),由于产生了新的生殖隔离表型,从而与两个亲本物种产生生殖隔离、并更有机会相互交配,实现迭代产生 F_3 代,进而经过多代迭代演化后,最终形成基因型稳定、育性恢复的同倍杂交新物种。

Fig. 1 Molecular mechanism of homoploid hybrid speciation

Two parental species within non-allelic differentiation (AABBCCDD × aabbccdd) produce fully heterozygous F_1 . F_2 generation generates diverse phenotypes via non-allelic Mendelian combination although no predicted population genetic and phenotypic segregation ratios are expected as under Mendelian inheritances. Individuals carrying incompatible allele combinations (BDM incompatibilities) are gradually eliminated. Individuals that alternately inherit highly differentiated alleles from both parents (e. g., AAbbCCdd) undergo iterative purification across generations, eventually evolving a genetically stable, fully fertile new species.

度。千金榆属起源于鹅耳枥属与铁木属现有物种共同祖先之间的一次HHS事件。在千金榆属中,与花序和苞片发育相关的高分化非等位基因在杂交后代中发生交替固定,形成区别于双亲的新型花序和苞片形态,并最终建立了与两个属级祖先物种之间的生殖隔离^[22]。茄属马铃薯组 *Solanum* sect. *Petota* 包括现有栽培马铃薯的祖先在内的107个野生物种,该组的共同特征是具有块茎(即“土豆”)。多种研究方法表明,马铃薯组的祖先物种起源于约800~900万年前的一次古老HHS事

件,其两个亲本分别为番茄组 sect. *Tomato* (17个物种)和类土豆组 sect. *Etuberosum* (3个物种)各自的祖先,二者均为须根型、无块茎^[13]。在杂交后代的迭代过程中,通过交替继承两个亲本的高分化非等位基因,建立了一条新的基因调控与互作通路,演化出块茎这一创新性状,使马铃薯组祖先得以凭借块茎这一多年生性状占据不同于两个亲本祖先的高海拔生境,并进一步辐射形成大量现存物种,其物种数量远多于两个亲本祖先在相同时期分化出的物种数^[13]。

在杜鹃花属 *Rhododendron* 中,两个白花谱系首先通过交替继承花青素合成通路中的高分化非等位基因形成红花杂交谱系;随后,该红花谱系再次与其中一个白花亲本发生杂交,产生第二个红花杂交谱系^[23]。这一连续的同倍体杂交物种形成过程表明,交替继承并非一次性的遗传事件,而是可在同一演化体系中重复发生,持续产生新的同倍杂交谱系。杜鹃花属中这种 HHS 过程可能与中国西南山地特殊的地质和气候变化背景相关,使 F_1 代与两个亲本实现地理隔离而迭代演化;这种“杂交—隔离—再杂交”的循环过程,推动了该属在西南山地的辐射多样化,产生大量特有物种^[14]。在向日葵属 *Helianthus*^[24] 和云杉属 *Picea*^[21] 的 HHS 案例中,虽然尚未将具体高分化非等位基因交替继承与生殖隔离表型直接对应,但这些同倍杂交物种均呈现双亲高分化区域的镶嵌式基因组结构,分别固定了两个亲本的高分化非等位基因。

上述案例多来自植物,但高分化非等位基因交替继承的遗传逻辑并不依赖于特定类群。在动物中,这一机制也在多例 HHS 事件中报道。黔金丝猴 *Rhinopithecus brelichi* 起源于约 180 万年前川金丝猴 *R. roxellana* 与滇金丝猴 *R. bieti*/缅甸金丝猴 *R. strykeri* 祖先之间的古老杂交。其通过交替继承毛色合成通路中的高分化非等位基因,形成兼具金色(川金丝猴)与黑色(滇金丝猴及缅甸金丝猴)的杂色外型,可能通过性选择导致与亲本的合子前生殖隔离,其基因组亦呈现典型的双亲镶嵌结构,是大型哺乳动物中 HHS 的重要证据^[17]。亚洲黑熊 *Ursus thibetanus* 亦被认为起源于 HHS,其交替继承了北半球大型熊类与南半球小型熊类祖先骨骼大小相关的高分化非等位基因,形成中等体型,并与亲本产生体型差异导致的合子前生殖隔离^[25]。在人类驯化过程中,原驼 *Lama guanicoe* 与小羊驼 *Vicugna vicugna* 的杂交与迭代形成了羊驼 *Vicugna pacos*;羊驼交替继承了两个亲本骨骼大小相关的高分化基因,形成中等体型^[26]。猕猴属 *Macaca* 食蟹猴组(*fascicularis* group)包括 3 个物种,其睾丸形态呈现猕猴组(*sinica* group)与豚尾猴组(*silenus* group)形态特征的叠加。基因组比较显示,食蟹猴组祖先源自两个现存类群祖先之间的一次 HHS 事件,交替继承的高分化非等位基因与发育和皮肤颜色相关^[27]。达尔文雀中亦有一个谱系为近期通过 HHS 形成^[28],其基因组分析

显示该谱系交替继承了亲本有关喙形、声音和听力的高分化非等位基因^[16]。在蝴蝶中,一个物种控制斑纹的关键高分化非等位基因渗入另一物种后,产生结合两个亲本斑纹特征的杂交个体;这些个体经迭代后形成与两个亲本均存在生殖隔离的独立种群^[29],进一步说明交替继承控制生殖隔离的高分化基因能够产生独立演化谱系。

综上,从近期种间杂交到数百万年前的古老 HHS,从自然演化到人工驯化,从植物到哺乳动物,HHS 过程中交替继承双亲高分化非等位基因均表现出高度一致的遗传规律^[10]。依据这一分子遗传机制构建的 HHS 研究体系,能够鉴定杂交如何导致杂交物种与两个亲本之间建立生殖隔离的关键基因^[30]。这些推动 HHS 形成的基因,本质上即为该物种形成的成种基因^[10]。因此,尽管不同类群建立生殖隔离的具体机制各异,但其共同遵循的遗传逻辑是一致的:在杂交后代迭代过程中,通过重组并固定两个亲本的高分化非等位基因,尤其是与合子前生殖隔离相关的基因,形成新的隔离表型,从而与两个亲本建立生殖隔离,最终演化为的独立谱系——同倍杂交新物种(图 2)^[10]。这一“由我国学者主导、经多年探索提出的普适性杂交物种形成分子遗传模型”^[31],有望揭示更多 HHS 案例及其关键基因。

2 HHS 形成的限制条件

2.1 自然界中杂交后代迭代演化的障碍

尽管 HHS 已在多个类群中报道,但总体而言,其发生频率仍低于二歧分化和杂交多倍化这两种更常见的物种形成模式。这种少见性可归因于 HHS 在“稳定化”阶段面临的三重连续障碍。第一重障碍是数量不对称。在大多数自然杂交情境中,亲本种群数量远超杂交后代, F_1 及早期 F_2 个体往往被迫与亲本回交,而非彼此交配或自交。即便偶发谱系内交配,其概率也会随回交世代呈指数下降。只有当杂交后代在空间或生态位上与亲本充分隔离,或亲本种群因瓶颈或局域灭绝而显著缩减时,迭代才可能真正启动。即使突破数量不对称的回交,它们还需解决育性恢复问题。

育性恢复构成第二个瓶颈。 F_1 杂交个体通常面临不同程度的合子后生殖隔离,从部分不育到完全不育不等。 F_2 代中具有理想非等位基因型组合的个体通过迭代逐步清除 BDM 不亲和位点并

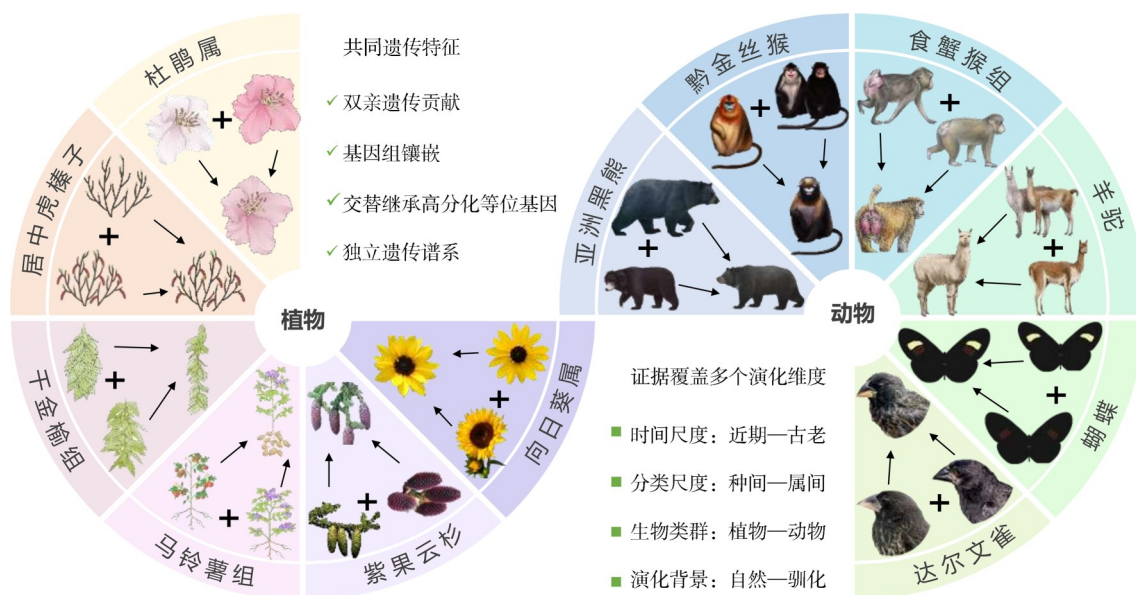


图 2 已报道的动植物同倍杂交物种或类群

它们的基因组呈双亲马赛克结构,通过交替继承亲本物种(类群)的非等位高分化基因,形成独立演化谱系。

Fig. 2 The reported HHS cases in both plants and animals

The genomes of homoploid hybrid species or lineages exhibit a biparental mosaic structure, forming independent evolutionary lineages through the alternate inheritance of highly divergent alleles from the parental species (or lineages).

恢复育性。育性恢复解决的是遗传兼容性问题,但新谱系能否存续还取决于生态条件。第三个障碍是生态机遇。亲本物种通常已占据现有生态位,新谱系若要建立独立种群,必须获得可利用的生态空间。只有当新生境(如极端环境、新生岛屿或人为干扰生境)提供空余的“生态位”时,杂交谱系才能从迭代阶段过渡至物种形成阶段。因此,数量不对称、育性恢复和生态机遇三者的同时满足,解释了 HHS 的总体罕见性^[32]。当然,这也可能与过去较少使用群体基因组和相关的模型模拟等开展研究有关。

2.2 人工远缘(亚种或种间)杂交较少完成迭代演化以及 HHS 过程

人工种间或亚种间远缘杂交可能完成 HHS,从而产生具有类似亲本生殖隔离表型新组合或创新性新性状的稳定品系(物种)。但是,传统远缘育种主要采取两种策略。其一围绕 F_1 代展开,追求杂种优势(heterosis),即利用全杂合基因型在生长势、产量或抗逆性上优于双亲的表现;这一策略在可克隆的木本物种中尤为常见,如猕猴桃属^[33]和鹅掌楸属^[34]等。其二是通过持续回交,为克服合子后生殖隔离导致的结实率或产子率下降,仅将少量目标基因渗入受体背景,如小麦族的远缘杂交育种^[35]。然而,上述两种策略均忽视了 F_2 代

才是非等位基因自由组合最活跃和最丰富的世代。由于 F_1 代结实率低,育种实践往往放弃扩大 F_2 群体规模,从而错失在 F_2 中筛选具有新性状或已有性状组合的机会。事实上,这些被过早放弃的 F_2 群体恰恰蕴含着最丰富的表型多样性和潜在创新性状。

传统远缘杂交育种较少完成迭代演化和 HHS 过程:不仅在一定程度上放弃了“创造”环节(F_2 非等位高分化基因的自由组合),同时也忽视了“稳定”环节(迭代恢复育性)。克服这一盲区需要三项关键措施:第一,构建足够规模的 F_2 群体,以覆盖尽可能大的非等位基因自由组合;第二,对 F_2 群体施加定向环境胁迫,筛选具有最适应的个体;第三,通过持续同代交配实现育性恢复与目标性状的固定。这种“ F_2 大群体+胁迫筛选+迭代恢复”的策略,实质上是在人工条件下重演自然 HHS 过程,从而有望获得意料之外的形态组合或创新性状。

3 HHS 研究的未来展望

同倍体杂交物种形成可以被理解为类似“种内杂交孟德尔非等位基因的自由组合”与特殊表型个体“迭代演化”两个阶段的连续接力。首先,亲本物种基因组中已分化的非等位基因在杂交后

代中重新自由组合,形成与亲本的新生殖隔离表型。这类似于种内杂交 F_2 代的自由组合阶段,但由于生殖隔离,不会出现‘孟德尔定律’的群体统计表型或组合比例(规律)。由于更多非等位基因的分化与自由组合,会出现更为丰富的表型;其次,这些新的非等位基因组合和新表型必须在后续世代中通过谱系内交配不断迭代,在恢复育性的同时淘汰不兼容非等位基因合子后生殖隔离组合,这是“迭代演化”阶段。两者缺一不可。这一框架的重要启示在于:HHS成种过程中,参与合子前生殖隔离的高分化非等位基因更有可能在杂交 F_2 代中发生交替组合和随后的迭代固定,成为自然选择的主要目标(个体层次,而非群体层次),是最为重要的HHS成种基因;而参与合子后生殖隔离的不兼容高分化非等位基因,则在迭代过程中逐步去除、偏其中一个亲本演化^[10,36]。但这一迭代的基因组动态从来没有进行过详细研究,尽管此过程对于远缘杂交的育种应用可能具有重要价值。因此,未来研究需在迭代演化的基因组动态、HHS成种基因新调控网络形成以及育种应用转化三个方向加强研究,并借助新技术实现生态与演化尺度的整合。需要指出的是,物种与亚种在本质上均为独立演化谱系;亚种间杂交与种间杂交一样属于远缘杂交,其后续迭代演化同样遵循HHS的基本过程。

3.1 种间杂交后代迭代演化中的基因组动态

迭代演化是HHS从 F_1 杂合个体走向稳定新物种或亚种的关键阶段,但其动态过程在自然种群中几乎未被实时追踪。未来研究可利用第三代长读长测序和单细胞基因组学技术,在拟南芥属 *Arabidopsis*、苜蓿属 *Medicago*、稻属 *Oryza*、玉蜀黍属 *Zea* 及小麦族等模式或重要应用类群中构建种间或亚种间人工杂交系列群体,开展多世代全基因组追踪,重点回答以下问题: F_2 至 F_n 中重组和非等位高分化基因的保留和去除热点如何分布?高分化非等位基因的交替继承主要受环境选择驱动还是受合子后生殖隔离主导?BDM不兼容位点的清除速率是否受重组率或合子前生殖隔离分化基因影响?这些问题的解答需要结合群体遗传学模拟与实验演化,构建时间序列下的“杂交迭代—遗传变异—固定”耦合模型。特别应关注低重组区域(如着丝粒附近)和性染色体,因为这些区域可能充当“杂交完整性”的保护区,减缓亲本基因

的偏向演变速度。此外,表观遗传修饰(如DNA甲基化和组蛋白修饰)是否在迭代过程中调节不兼容基因表达,从而缓冲杂交衰败,也值得深入探索。单细胞甲基化测序与Hi-C三维基因组技术将解析这些动态提供时空分辨率。

3.2 揭示高分化非等位基因自由组合迭代过程中的调控网络与新性状产生机制

目前已鉴定的HHS成种基因多集中于单基因或少数主效基因,但高度分化的非等位基因通过重新组合后、重塑调控网络,进而产生创新性状(如马铃薯组的块茎)。未来研究应从“单基因关联”视角拓展至“基因网络调控”层面,整合转录组、蛋白质组和代谢组数据,构建杂交谱系新性状产生的多基因互作(如上位效应)等导致的调控新通路形成机制。例如,马铃薯组块茎的形成涉及多个激素信号通路和光周期调控亲本高分化基因的协同演化,这些基因如何在非等位高分化基因交替继承的背景下重新建立调控连接,尚缺乏系统性的分子机制解析。如,非编码RNA与顺式调控元件(增强子、启动子)的等位变异重新组合,可能在调控网络中发挥“开关”作用;未来可通过ATAC-seq和ChIP-seq等技术鉴定杂交谱系或人工杂交合成迭代后产生新性状或新调控网络中的开放染色质区域,揭示亲本高分化等位基因如何重塑表达调控格局。这将推动HHS成种基因的研究从“分化位点扫描”迈向“网络输出预测”,增强因果解释力。

3.3 推动基于类似孟德尔非等位基因自由组合的HHS远缘杂交育种

自然HHS所体现的遗传逻辑—— F_2 大规模非等位高分化基因的重新组合与迭代演化——为远缘杂交育种提供了清晰路线图。传统育种过度依赖 F_1 杂种优势或持续回交以转移少量基因,而忽视了 F_2 通过大量非等位基因的高度自由组合、产生新性状或新性状组合的育种价值。尽管部分物种或亚种已构建重组自交系,但这些材料多用于根据群体性状统计的性状定位,仍然类似孟德尔定律的群体表型或基因型统计比例。远缘杂交的 F_2 群体未被系统开发为新性状或新性状组合的来源;此类来源类似于‘辐射’等方法导致DNA突变或重组寻找新性状的过程。未来育种策略应主动设计“双亲互补”组合,即选择在关键适应性性状(如多年生、产子量、抗旱、早花、抗病等)上携带高

分化有利非等位高分化基因的物种或亚种,通过杂交构建规模达数百甚至数千个体的 F_2 群体,在定向环境胁迫与基因型筛选的结合下,筛选新性状组合或新性状,并将其恢复育性并固定纯合状态,从而培育新品种。尤其应关注 F_2 代中出现的创新性状,例如两个一年生物种或亚种杂交产生多年生新表型等。

当两个物种遗传差异较大,合子后生殖隔离导致 F_1 结实率或产子率极低,难以建立足够规模的 F_2 群体时,可考虑先将 F_1 与双亲种的一个物种回交一代,再启动迭代以获得基因分离与重新组合群体。自然界中亦存在回交后再迭代形成HHS的案例^[10, 37]。此外,基因编辑技术(如CRISPR)也可用于加速清除BDM不兼容位点,提高 F_1 和 F_2 的育性,从而实现“定向HHS”的应用。需要指出的是,栽培植物和驯养动物经过长期人工选择,各品系已聚合大量优异等位基因,而杂交重组可能打破这种优良基因组合。因此,也可以采用另一个更为高效的策略:只利用人工远缘杂交迭代群体对创新或重组性状进行基因定位与功能验证,再用优良品种为底盘,通过分子标记辅助回交渗入后代导入目标基因或基因编辑等位基因实现优异基因的导入,创制具有创新性状或已有亲本性状的优异品种。未来应在模式体系(如茄属、稻属、苜蓿属等)中系统验证利用这些自然HHS原理进行远缘杂交培育具有新性状或性状新组合的可行性与效率,并逐步推广至各类重要经济物种。

参考文献:

- [1] Arnold M L. Natural hybridization and evolution [M]. Oxford: Oxford University Press, 1997.
- [2] Degnan J H, Rosenberg N A. Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescent [J]. Trends Ecol Evol, 2009, 24 (6): 332-340.
- [3] Wu S, Wang Y, Wang Z, *et al.* Species divergence with gene flow and hybrid speciation on the Qinghai - Tibet Plateau [J]. New Phytol, 2022, 234 (2): 392-404.
- [4] Grant V. Plant speciation [M]. 2nd ed. New York: Columbia University Press, 1981.
- [5] Otto S P, Whitton J. Polyploid incidence and evolution [J]. Annu Rev Genet, 2000, 34: 401-437.
- [6] Stebbins G L. Chromosomal evolution in higher plants [M]. London: Addison-Wesley, 1971.
- [7] Seehausen O. Hybridization and adaptive radiation [J]. Trends Ecol Evol, 2004, 19(4): 198-207.
- [8] Abbott R, Albach D, Ansell S, *et al.* Hybridization and speciation [J]. J Evol Biol, 2013, 26 (2): 229-246.
- [9] Stull G W, Pham K K, Soltis P S, *et al.* Deep recombination: the long legacy of hybridization in vascular plant evolution [J]. Plant J, 2023, 114 (4): 743-766.
- [10] Wang Z, Zhao Z, Liu J. Homoploid hybrid speciation: advancements and challenges [J]. Plant Ecol Divers, 2025, 18(3-4): 141-158.
- [11] Mallet J. Hybrid speciation [J]. Nature, 2007, 446(7133): 279-283.
- [12] Rieseberg L H, Carney S E. Plant hybridization [J]. New Phytol, 1998, 140(4): 599-624.
- [13] Zhang Z, Zhang P, Ding Y, *et al.* Ancient hybridization underlies tuberization and radiation of the potato lineage [J]. Cell, 2025, 188(19): 5249-5265.
- [14] Ma Y, Mao X, Wang J, *et al.* Pervasive hybridization during evolutionary radiation of *Rhododendron* subgenus *Hymenanthus* in mountains of southwest China [J]. Natl Sci Rev, 2022, 9(12): nwac276.
- [15] Schumer M, Rosenthal G G, Andolfatto P. How common is homoploid hybrid speciation? : Perspective [J]. Evolution, 2014, 68(6): 1553-1560.
- [16] Wang Z, Jiang Y, Bi H, *et al.* Hybrid speciation via inheritance of alternate alleles of parental isolating genes [J]. Mol Plant, 2021, 14(2): 208-222.
- [17] Wu H, Wang Z, Zhang Y, *et al.* Hybrid origin of a primate, the gray snub-nosed monkey [J]. Science, 2023, 380(6648): eabl4997.
- [18] Liu J Q. “The integrative species concept” and “species on the speciation way” [J]. Biodivers Sci, 2016 (9): 1004-1008. [刘建全. “整合物种概念”和“分化路上的物种”[J]. 生物多样性, 2016(9): 1004-1008.]
- [19] Coyne J A, Orr H A. Speciation [M]. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 2004.
- [20] Nevado B, Chapman M A, Brennan A C, *et al.* Genomic changes and stabilization following homoploid hybrid speciation of the Oxford ragwort *Senecio squalidus* [J]. Curr Biol, 2024, 34(19): 4412-4423.
- [21] Ru D, Sun Y, Wang D, *et al.* Population genomic analysis reveals that homoploid hybrid speciation can be a lengthy process [J]. Mol Ecol, 2018, 27(23): 4875-4887.
- [22] Wang Z, Kang M, Li J, *et al.* Genomic evidence for

- homoploid hybrid speciation between ancestors of two different *Genera* [J]. *Nat Commun*, 2022, 13: 1987.
- [23] Wang J, Mao X, Liu B, *et al.* Recurrent hybridisations during diversification of one rhododendron species complex [J]. *Mol Ecol*, 2025, 34 (21): e70046.
- [24] Rieseberg L H, Raymond O, Rosenthal D M, *et al.* Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization [J]. *Science*, 2003, 301 (5637): 1211-1216.
- [25] Zou T, Kuang W, Yin T, *et al.* Uncovering the enigmatic evolution of bears in greater depth: The hybrid origin of the Asiatic black bear [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2022, 119(31): e2120307119.
- [26] Wang Z, Li J, Gu Z, *et al.* Hybrid origin of alpaca (*Vicugna pacos*) during domestication of camelids in the mid-Holocene [J]. *Mol Ecol*, 2025, 34 (24): e70167.
- [27] Zhang B L, Chen W, Wang Z, *et al.* Comparative genomics reveals the hybrid origin of a macaque group [J]. *Sci Adv*, 2023, 9(22): eadd3580.
- [28] Lamichhaney S, Han F, Webster M T, *et al.* Rapid hybrid speciation in Darwin's finches [J]. *Science*, 2018, 359(6372): 224-228.
- [29] Rosser N, Seixas F, Queste L M, *et al.* Hybrid speciation driven by multilocus introgression of ecological traits [J]. *Nature*, 2024, 628(8009): 811-817.
- [30] Long Z, Rieseberg L H. Documenting homoploid hybrid speciation [J]. *Mol Ecol*, 2025, 34 (22): e17412.
- [31] Wang W. Homoploid hybrid speciation produces surprising innovative traits [J]. *Bull Bot*, 2025, 60 (6): 859-862. [王文. 同倍杂交物种形成演化出令人惊奇的创新性状[J]. *植物学报*, 2025, 60(6): 859-862.]
- [32] Wang D, Xu X, Zhang H, *et al.* Abiotic niche divergence of hybrid species from their progenitors [J]. *Am Nat*, 2022, 200(5): 634-645.
- [33] Qi X J, Wang R, Zhang M, *et al.* Research progress in kiwifruit breeding [J]. *Journal of Fruit Science*, 2024, 41(11): 2160-2172. [齐秀娟, 王然, 张敏, 等. 猕猴桃育种研究进展[J]. *果树学报*, 2024, 41(11): 2160-2172.]
- [34] Chen J H, Shi J S, Zhuge Q, *et al.* Studies on the somatic embryogenesis of liriiodendron hybrids (*L. chinense* × *L. tulipifera*) [J]. *Sci Silvae Sin*, 2003, 39(4): 49-53. [陈金慧, 施季森, 诸葛强, 等. 杂交鹅掌楸体细胞胚胎发生研究[J]. *林业科学*, 2003, 39(4): 49-53.]
- [35] Zheng Q, Zhao L, Li B, *et al.* Wheat wide hybridization and chromosome engineering breeding in China [J]. *Hereditas: Beijing*, 2025, 47(3): 289-299. [郑琪, 赵李, 李滨, 等. 中国小麦远缘杂交与染色体工程育种的理论与实践[J]. *遗传*, 2025, 47(3): 289-299.]
- [36] Wang Z F, Liu J Q. Speciation studies in the genomic era [J]. *Hereditas*, 2025, 47(1): 71-100. [王则夫, 刘建全. 基因组时代的物种形成研究[J]. *遗传*, 2025, 47(1): 71-100.]
- [37] Wang D, Sun Y, Lei W, *et al.* Backcrossing to different parents produced two distinct hybrid species [J]. *Heredity*, 2023, 131(2): 145-155.

(责任编辑: 白林含)